マツ類の葉ふるい病に関する研究*

千　葉　　修 (1)
陳　野　好　之 (2)

葉ふるい病は古くからわが国におけるマツ類の主要病害とされ，苗畑および林地で広く発生が認められている。また，本病はわが国のみならず，世界的にマツ類の生育地全般にわたり，その発生が報告されているもので，とくに北部ヨーロッパにおいては，しばしば本病による激しい被害が記録されている。

しかし，このように広く各地で発生し，重要病害とされているにもかかわらず，病原菌 *Lophodermium pinastri* (SCHRAD.) CHEV. の病原性や本病の発病条件については不明な点が多く，かなり異なった意見が出されている。たとえば，病原性についてみると，多くの報告では多少とも本菌のマツに対する病原性を認めているのに対し，BOYCE (1951)[2]は，本菌がアメリカ東南部のマツ林で異常落葉した針葉から高い頻度で検出されるが，各種の接種試験の結果，その病原性は認められなかったと述べている。また，発病条件についても，秋または冬の高温[7,21]，夏の多湿[3,16]，乾燥土壌[1]，養分の不足した土壌[4]，霜害や虫害[1]など種々の異なる因子が誘因としてあげられている。

一方，わが国においても本病に関する数多くの報告があるが，これらは主として病原菌の形態および本病の病徴に関するもので，病原性・発病条件，さらには発病に密接な関係をもつ子のう胞子の形成時期および放出条件についての報告はみあたらない。

本報文は，これらの点を明らかにするため行なった実験結果をとりまとめたものである。

この研究を実施するにあたり，ご助言いただいた保護部長　伊藤一雄博士に心から感謝の意を表する。

I　各種マツ落葉上の子のう盤の形成

1957年7月および1963年6月に，林業試験場浅川実験林（東京都八王子市）に植栽されている24種のマツ属植物の落葉について，本菌の子のう盤の形成状態を調査した。

調査結果をとりまとめて第1表に示す。

第1表に示されるように，調査したすべての樹種の落葉上で，程度の差はあるが本菌の子のう盤が認められた。従来，わが国では本菌の寄主としてアカマツ・クロマツ・ハイマツ・*P. strobus* および *P. banksiana* が報告されているが，この結果から，これらのほかに多数の樹種が寄主となることが示された。DARKER (1932)[4]はマツ属の26種を寄主としてあげているが，これらの結果からみて寄主となる種および変種は34にのぼり，本菌はマツ属植物に広く寄生することが明らかである。おそらく，未調査の樹種を含めると，わが国に植栽されるほとんどすべてのマツ属樹種が寄主となろう。

ただし，その寄生程度には樹種間でかなりの差異が認められ，落葉上の子のう盤形成の程度のみでなく，着生葉に現われる症状も異なっていた。すなわち，着生葉の一部に本病の被害と関係すると思われる

---

* 本報告の一部は第69回日本林学会大会講演集（1659）に発表した。

(1)　保護部樹病科長・農学博士
(2)　四国支場保護研究室長

第1表 落葉上の子のう盤形成

Table 1. Degree of hysterothecia production on fallen needles.

種 名 Host species	子のう盤形成程度 Degree of hysterothecia production	種 名 Host species	子のう盤形成程度 Degree of hysterothecia production
P. Armandi var. *amamiana* (ヤクタネゴヨウ)	+～卄	*P. pinaster* (フランスカイガンショウ)	+
P. banksiana	卄	*P. ponderosa*	+
P. contorta	+	*P. pungens*	+～卄
P. densiflora (アカマツ)	+～卄	*P. radiata*	卄
P. densi-thunbergii (アカクロマツ)	+	*P. resinosa*	卄
P. echinata	卄	*P. rigida*	+～卄
P. elliotii (スラッシュマツ)	+	*P. strobus*	卄
P. griffithii (ヒマラヤゴヨウ)	+	*P. sylvestris* (オウシュウアカマツ)	卅
P. koraiensis (チョウセンゴヨウ)	卄	*P. tabulaeformis* (マンシュウクロマツ)	+～卄
P. luchuensis (リュウキュウマツ)	卅	*P. taeda*	+
P. palustris (ダイオウマツ)	+	*P. thunbergii* (クロマツ)	卄
P. pentaphylla var. *Himeko-matsu* (ヒメコマツ)	卄～卅	*P. virginiana*	卄～卅

黄～褐色斑が認められたのは，*P. banksiana*，*P. luchuensis*，*P. palustris*，*P. pentaphylla*，*P. sylvestris*，*P. tabulaeformis*，*P. thunbergii* の合計7種にすぎず，他の樹種では落葉上に子実体を認めても，着生葉では肉眼的症状は明らかでなかった。

また，これら7種のうち次の3種を除くと，変色斑が認められたのはごく一部の着生葉に限られていた。すなわち，被害が顕著と判定されたのはオウシュウアカマツ（*P. sylvestris*），リウキュウマツ（*P. luchuensis*），および *P. banksiana* であって，これらの樹種では多くの針葉で先端または局部的に退色褐変が認められ，古い針葉は大部分がすでに落葉し，着生していてもその多くは枯死していた。また，落葉上には多数の子のう盤が認められた。

つぎに，20樹種の落葉を採集し，子実体の形態および大きさを比較した。

この結果を第2表および第1図に示す。

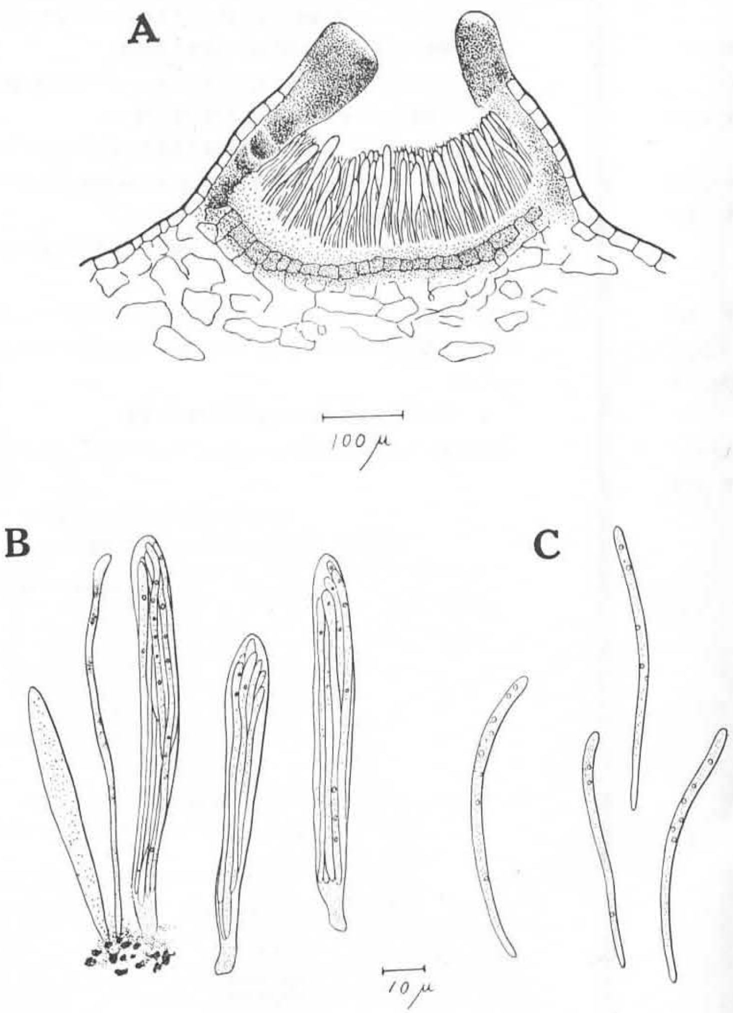
寄主の種類によって子実体の形態上の差はほとんど認められない。すなわち，子のう盤は一般に散生し，はじめ表皮下に埋没し，楕円形，黒色，成熟すると縦に裂開する。子のうは円筒形または棍棒状，先端いくらか細まり8個の子のう胞子を有する。子のう胞子は糸状，無色，多数の油球を有する。側糸は糸状，先端やや彎曲しふくらむ。寄主の種類による形態上の差異としては，*P. strobus*，チョウセンゴヨウ（*P. koraiensis*）など五葉マツ類の場合，子のう盤が短楕円形で1列に並んで形成される傾向が認められた程度であった。

なお，マツ類に寄生する *Lophodermium* 属菌としては，*L. pinastri* のほかに *L. nitens* DARKER[4]，*L. durilabrum* DARKER[4] および *L. ponderosae* STALEY[27] が報告されている。*L. nitens* は子のう盤がクチクラ下に形成され，その開口唇部に *L. pinastri* の場合のような，無色で小突起の多い細胞層（Fig. 1-A, Plate 1-C,E）が認められないこと，*L. durilabrum* では子のう盤が下皮の下に形成されるこ

第2表 病原菌の測定値（μ）

Table 2. Results of the measurement for dimension of the fungus on fallen needles (μ).

種 名 Host species	子のう盤 Hysterothecium	子のう Ascus	子のう胞子 Ascospore	側糸 Paraphysis
P. Armandii var. *amamiana*	0.7～1.0×0.4～0.5 mm	83～110× 7～10	66～ 96×1.7～2.8	94～100×1.5～2.9
P. banksiana	0.5～0.9×0.2～0.5	83～148×10～14	72～ 96×1.7～2.8	94～128×1.5～2.0
P. densiflora	0.6～0.9×0.2～0.5	83～120× 7～11	72～100×1.7～2.8	94～120×1.5～2.0
P. densi-thunbergii	0.6～0.7×0.3～0.4	76～105× 7～11	65～ 85×1.7～2.8	100～110×1.5～2.0
P. echinata	0.5～0.8×0.2～0.5	78～125× 9～11	63～ 85×1.6	83～100×1.5～2.0
P. griffithii	0.6～0.8×0.4	65～120× 8～11	66～ 83×1.7～2.8	94～110×1.5～2.0
P. koraiensis	0.5～0.7×0.4～0.5	75～113× 9～13	65～ 88×1.2～1.6	110～130×1.5～2.0
P. luchuensis	0.7～1.0×0.3～0.4	65～127×7 ～15	72～100×1.7～2.8	83～ 94×1.5～2.0
P. palustris	0.6～0.8×0.3～0.4	72～100× 6～11	60～100×1.7～2.8	105～110×1.5～2.0
P. pentaphylla var. *Himekomatsu*	0.5～0.8×0.3～0.4	72～107× 8～13	63～ 83×1.7～2.8	83～100×1.5～2.0
P. pinaster	0.5～1.0×0.2～0.4	76～128×11～13	63～100×1.7～2.8	100～120×1.5～2.0
P. ponderosa	0.6～0.8×0.3～0.4	65～116× 8～12	72～ 94×1.7～2.8	110～120×1.5～2.0
P. pungens	0.7～1.0×0.4～0.5	72～110× 8～11	72～100×1.7～2.8	94～110×1.5～2.0
P. rigida	0.6～1.0×0.3～0.5	65～100× 7～11	63～ 94×1.7～2.8	100～120×1.5～2.0
P. strobus	0.6～0.7×0.3～0.4	65～125× 7～15	63～ 88×1.7～2.8	83～120×1.5～2.0
P. sylvestris	0.5～0.8×0.3～0.4	83～110× 8～11	66～ 96×1.7～2.8	94～120×1.5～2.0
P. tabulaeformis	0.6～0.9×0.3～0.4	83～120× 7～10	—	94～110×1.5～2.0
P. taeda	0.5～0.8×0.3～0.4	76～ 98× 7～10	72～ 96×1.7～2.8	88～100×1.5～2.0
P. thunbergii	0.6～1.1×0.3～0.4	83～138× 8～11	83～132×1.7～2.8	110～120×1.5×2.0
P. virginiana	—	72～105× 7～10	72～ 96×1.7～2.8	100～120×1.5×2.0
DARKER (1932)[4]	0.9～1.5×0.3～0.7	120～150×12～13	85～140×1.5～2.0	110～125×1.5～2.0
北 島 (1933)[9]	—	90～150×10～14	75～140×1.2～2.0	—
沢 田 (1950)[22]	—	100～145×11～13	81～ 89×2.5	107～140×1.5
L. pini-pumilae[23]	—	67～104× 7～11	87～ 91×2.0	—



第1図　葉ふるい病菌の子のう盤（A），子のうと側糸（B），および子のう胞子（C）
Fig. 1.　*Lophodermium pinastri* (SCHRAD.) CHEV. on *Pinus banksiana*.
A : Hysterothecium, B : Asci and paraphysis, C : Ascospores.

と，また *L. ponderosae* は子のう盤が長く波状につながり，子のうがいちじるしく大形であることによって，*L. pinastri* と区別される。調査したいずれの樹種上の子実体にも，これらの特徴は認められなかった。

また，第2表に示されるように子実体の大きさには，寄主の種類によってかなりの変異が認められ，その一部のものは，沢田（1952）[23]が新種として記載した *L. pini-pumilae* SAWADA に近い。しかし，

沢田の記載では *L. pinastri* との区別点が明らかでなく，別種とすることに疑問がもたれる。DARKER (1932)[4]も述べているように，*L. pinastri* の子実体の大きさは寄生する樹種によってある程度異なるが，種を分けるほどの規準とはならないとするのが妥当と思われる。

以上のべた理由によって，本調査において認めた *Lophodermium* 属菌は，すべて *L. pinastri* として扱うこととしたい。

II　子のう胞子の形成時期と放出条件

1.　落葉上での子のう盤形成とその成熟時期

実験に使用した材料は，林業試験場浅川実験林内にある約30年生クロマツの病落葉から選んだ。すなわち，顕著な異常落葉が認められた1957年の7月に，これらの落葉から落葉後間のない多数の黄褐色斑をもつ針葉100本を選び，川砂をいれたポットに広げて屋外のアカマツ（5年生）樹冠下に放置し，実験に供した。今年7月から翌年8月まで，約ひと月おきに子のう盤の形成とその成熟の状態を観察した結果を第3表に示す。なお，成熟した子のう盤は，吸水させると膨潤し，頂部が開口する。成熟しているか否かの判定は，このような肉眼的特徴とともに放出される胞子を捕捉して確かめた。

第3表に明らかなように，新しい落葉上での子のう盤の形成は8月中・下旬に始まり，9月下旬になると急激にその数を増す。しかし，この時期における子のう盤はすべて未熟であって，子のう胞子の形成は認められない。10月下旬ころより，少数ながら成熟した子のう盤が認められるようになるが，その後翌年の3月下旬までは大きな変化はなく，大部分の子のう盤は未熟なままで越冬するものと思われる。

5月上旬になると成熟した子のう盤は急激に増加し，この状態が7月中旬までつづく。8月下旬では，これらの子のう盤の多くはすでに針葉より脱落し，着生しているものもその多くでは胞子が認められなくなる。

第3表　落葉上での子のう盤の形成時期
Table 3.　Seasons developing hysterothecia on fallen needles.

調査時期 Date of observation	子のう盤を形成した針葉数 Number of needles being produced hysterothecia		形成率 Percentage of producing hysterothecia %
	成熟 Matured	未成熟 Immatured	
July 10, 1957	0	0	0
Aug. 15	0	1	1
Sept. 4	0	9	9
Sept. 27	0	63	63
Oct. 25	7	79	86
Nov. 24	14	74	88
Dec. 24	—	—	90
Feb. 26, 1958	19	71	90
March 25	20	72	92
May 6	74	19	93
June 8	74	19	93
July 18	82	12	94

2. 子のう胞子の放出時期

前項の実験によって，落葉上に形成された子のう盤の多くは5～7月の間に成熟することが明らかにされた。そこで，子のう胞子の放出時期をさらにくわしく調べる目的で，次の実験をおこなった。

すなわち，1957年および1958年の3月下旬に，前記クロマツ落葉より子のう盤が形成されている針葉を採集し，前実験と同様の方法で戸外におき，実験材料とした。

これら供試材料より，4～8月の間約15日ごとに，成熟していると思われる子のう盤を針葉ごと切り取って，寒天平面培養のペトリ皿の蓋につるし，25°C で4日間保持してから寒天上に落下した子のう胞子の数を調べた。実験に供した子のう盤は毎回約40個である。

調査結果を第4表—1，—2に示す。

第4表—1に示した1957年におこなった実験結果をみると，実験を開始した5月中旬から7月上旬の間には，約80%の子のう盤で子のう胞子の放出が認められ，放出される胞子数は6月上旬～7月上旬にもっとも多い。7月中旬以後は胞子を放出する子のう盤の数および放出される胞子数は急激に減少し，8月中旬にはほとんど放出を終了する。

1958年におこなった実験の結果（第4表—2）においても，ほぼ同様の傾向が認められた。すなわち，5月中旬～7月上旬の間に胞子を放出する子のう盤数および放出される胞子数は目だって多く，その前後では少ない。また，8月中旬になると胞子の放出はほとんど認められなくなる。

第4表　子のう胞子の放出時期

Table 4. Periods of discharging ascospores from hysterothecia.

1. Test in 1957.

子のう盤1個あたり放出胞子数 No. of discharged ascospores per hysterothecium	Numbers of hysterothecia / Date of observation							
	16/V	1/VI	14/VI	3/VII	18/VII	1/VIII	14/VII	1/IX
0	7	6	8	5	25	28	32	40
1～80	11	7	3	0	0	1	2	0
80～300	5	2	2	4	1	1	1	1
300～800	6	8	7	6	1	2	0	0
800～	5	11	15	20	8	3	0	0
胞子を放出した子のう盤数	27	28	27	30	10	7	3	1
Total of hysterothecia discharging ascospores (%)	79	83	77	83	29	20	9	2

2. Test in 1958.

No.[1] of discharged ascospores per hysterothecium	Numbers of hysterothecia								
	14/IV	28/IV	13/V	29/V	14/VI	28/VI	14/VII	29/VII	16/VIII
0	30	26	4	0	0	1	9	17	41
1～80	2	3	4	0.	2	1	8	4	1
80～300	1	7	1	4	1	2	2	3	0
300～800	3	12	14	3	10	12	7	7	0
800～	6	8	32	28	29	25	15	10	0
Total of	12	30	51	35	42	40	32	24	1
hysterothecia (%)	29	53	73	100	100	98	78	59	2

3. 子のう胞子の放出および発芽と温度との関係

放出に関する実験は前項実験と同じ方法により，ペトリ皿の蓋の裏に成熟した子のう盤をつるし，所定温度に4日間保持し，寒天上に落下した胞子数を調べた。

発芽試験では，成熟した子のう盤より殺菌蒸溜水中に子のう胞子を落下させて胞子浮遊液をつくり，この浮遊液を使って Van Tieghem cell 法により48時間後の発芽を調べた。

これらの実験結果を第5表および第6表に示す。

第5表で明らかなように，子のう胞子の放出は5～40°C の間でおこり，最適温度は20～30°C の範囲にある。

第6表に示されるように，放出された胞子は10～35°C で発芽し，最適発芽温度は20～25°C である。なお，5°C および40°C でもわずかながら胞子の放出が認められたが，これらの胞子は全く発芽を認めなかった。

4. 子のう胞子の放出および発芽と湿度との関係

湿度に関する実験には，次にのべる方法でスライドグラス上に落下した子のう胞子を使用した。すなわ

第5表　子のう胞子の放出と温度との関係

Table 5. Effect of temperatures upon dissemination of ascospores.

Materials No.	Temperature (°C)								
	0	5	10	15	20	25	30	35	40
1	−	±	±	++	+++	+++	+++	±	+
2	−	−	±	−	++	+++	++	+	±
3	−	−	−	++	+++	+++	+++	+	−
4	−	−	±	−	+++	+++	+++	±	−
5	−	−	−	+	−	+++	+++	+	+

放出された胞子数　Numbers of ascospores caught on the slides.

−：0，±：1～80，+：80～300，++：300～800，+++：800～

第6表　子のう胞子の発芽と温度との関係

Table 6. Effect of temperatures upon germination of ascospores.

Temperature (°C)	Test—I			Test—II		
	Spores used	Germination percentage (%)	Max. length of germ-tube (μ)	Spores used	Germination percentage (%)	Max. length of germ-tube (μ)
0	186	0	～	549	0	～
5	387	0	～	277	0	～
10	442	0	～	266	3.6	12
15	323	27.9	84	253	64.3	30
20	412	64.6	96	420	79.9	60
25	635	78.1	132	358	84.6	84
30	508	3.9	24	376	59.4	60
35	219	0	～	342	2.4	35
40	211	0	～	～	～	～

ち，スライドグラスの両端に高さ約1cmの木枠をおき，その上に成熟した子のう盤をつるした別のスライドグラスを重ねて，放出された胞子が下段のスライドグラス上に落下するよう装置した。子のう胞子の表面はゼラチン質で包まれているため，落下した胞子はきわめてよくスライドグラスに付着した。

胞子が落下したスライドグラスは，あらかじめ各種の塩類の過飽和溶液によって，それぞれ87%，92%，94%，98%および100%の5段階の関係湿度を保つよう準備したデシケーターに入れ，デシケーターごと25°Cの恒温室に保持して，4日後および8日後に放出落下した子のう胞子の数および発芽率を測定した。

実験に供した子のう盤は各湿度区ごとに8個で，その平均値を第7表に示す。

第7表に示されるように，胞子の放出は関係湿度100%の場合にのみおこり，他の湿度条件下では全く放出が認められなかった。また，100%の場合にも放出された胞子の発芽率は，8日後で約9%にすぎなかった。

第7表　子のう胞子の放出および発芽と湿度との関係

Table 7. Effect of relative humidity upon dissemination and germination of ascospores.

過飽和液塩類 Salt in oversaturated aqueous solution	関係湿度 Relative humidity	4 days after		8 days after	
		放出胞子数 No. of ascospores discharged	発芽率 Germination percentage	放出胞子数 No. of ascospores discharged	発芽率 Germination percentage
H_2O	100 (%)	90	2.4 (%)	229	8.9 (%)
K_2SO_4	98	0	—	0	—
KNO_3	94	0	—	0	—
K_2HPO_4	92	0	—	0	—
KCl	87	0	—	0	—

5. 考　　察

Lophodermium pinastri は被害針葉上に子のう盤とともに，柄子殻様の *Leptostroma pinastri* DESM. (Plate 2) を形成する。最近，山本ら (1964)[20]は *Leptostroma* の分生子はよく発芽しマツ葉に対して病原性を示したことから，これが本病の発病に密接な関係があろうとのべている。しかし，この報告を除いては既往の多くの報文で "分生子" の発芽を認めたものは見あたらず，また，筆者らの実験においてもその発芽は全く認められなかった。しかも，JONES (1935)[9]は精細な解剖観察の結果から，柄子殻とよばれるものは本菌の Spermogonium であり，その内部に形成される "分生子" は雄性細胞の spermatia であると報告している。したがって，本菌のマツ葉への感染は子のう胞子のみによっておこなわれるものであり，子のう胞子の形成時期および形成程度は感染と密接な関係があると考えるのが妥当であろう。

5～6月に落葉した被害葉上での子のう胞子の形成時期は第3表に示したように，10月下旬に始まり翌年の8月中・下旬におよび，ほぼ1年中，子のう胞子が存在すると考えられる。しかし，その形成は5月上旬～7月中旬に急激に増加し，形成された子のう胞子の放出は，第4表にみるように主として6月上旬～7月上旬に集中する。

一方，子のう盤の形成は落葉上のみでなく，枝に着生した針葉の枯死部でも認められることがある。たとえば，BOYCE (1951)[2]は，虫害・乾燥害などをうけた針葉の枯死部で成熟した子のう盤を認め，LANGNER (1963)[11]は *Phoma acicola* に感染したあとで本菌に侵されると，着生葉上でも子のう盤が形成されるとのべている。筆者らの別におこなった調査においても，多雪地で長く積雪下におかれたクロマツ2年生苗木*1や寒風害をうけたアカマツ成木*2で，5～6月に着生針葉の枯死部に多数の成熟した子のう盤を認めている (Plate 2, A, B)。

しかし，多くの報告[2][8][13][25]でも認められているように，一般に子のう盤は主として病落葉上に形成され，被害による落葉は主として5～6月におこる。したがって，このような被害落葉上で多量の子のう胞子の形成・放出がおこなわれる，6月上旬～7月上旬が，本菌の感染時期としてもっとも重要視されるべきであろう。

つぎに，成熟した子のう盤からの子のう胞子の放出および発芽におよぼす温度の影響をみると，第5，6表に示されるように，胞子の放出は5～40°Cの広い温度範囲でおこるが大量の放出は20～30°Cの間で認められた。また，放出された胞子は10～35°Cの範囲で発芽し，とくに20～25°Cでは約70～80%の発芽率が示された。すなわち，感染に密接な関係をもつ子のう胞子の放出・発芽は20～25°Cでもっともさかんにおこなわれることがわかる。BOYCE (1951)[2]は子のう胞子が5±2.5～33±2°Cの温度範囲で発芽し，最適温度は20±2.5～25±2.5°Cであったと報告している。実験方法および供試日数が異なるために，最高発芽率は24%であったが，温度範囲については筆者らの得た結果とほぼ一致している。

つぎに，湿度との関係をみると，第7表に示したように，胞子の放出・発芽は関係湿度100%の場合にのみおこり，98%以下では全く放出が認められなかった。BOYCE[2]の実験においても，発芽は主として98%以上の関係湿度でおこっているので，本菌の子のう胞子の発芽にはきわめて高い湿度条件が必要であるといえよう。なお，かれの実験では関係湿度58%においても，ごくわずかながら発芽を認めているが，これは，筆者らの実験では子のう盤よりスライドグラス上に落下した胞子を，ただちに各湿度条件下において供試したのに対して，かれの実験においては，スライドグラス上においた胞子浮遊液を1時間室温で乾かしてから，供試しているため，胞子がかなり吸水していたことによると思われる。

いずれにしても，感染に必要な子のう胞子の放出・発芽には，きわめて高い湿度条件を必要とし，一方温度条件については20～25°Cを最適とするが，湿度条件にくらべるとかなりひろい範囲で放出・発芽がおこるものといえる。子のう胞子形成の最盛期である6月上旬～7月上旬には，このような湿度条件は自然条件下で十分に与えられていると考えられるので，感染の程度は，RACK (1963)[19]も述べているように，とくにこの期間の雨量によって影響されることが大きいと考えられる。

III　病　　原　　性

すでに述べたように *Lophodermium pinastri* の病原性に関しては，かなりの異論がある。一般にヨーロッパ諸国での報告では，本菌の病原性を認めているが，BOYCE (1951)[2]，DARKER (1932)[4]のように接種試験によって発病が認められなかったとする報告もある。

一方，本菌の病原性を認めている場合にも，発病程度は環境条件によっていちじるしく影響されるという点では多くの報告で一致が見られ，夏の多雨[5][16]，秋または冬の高温[17][21]のような異常気象，砂土のよ

*1　林業試験場山形分場苗畑（山形県真室川町釜淵）

*2　長野営林局岩村田営林署浅間国有林（長野県軽井沢町）

うな乾燥土壌[1]，土壌中の養分不足[14,15,26]，虫害や霜害などによる針葉の傷害や衰弱[1,2]など種々の要因によって発病が増大するといわれている。しかし施肥試験によって発病程度の差異を確かめた MAYER (1960)[15]，RACK (1965)[20]，ZÖTTLE (1964)[30]の報告を除いては，これらの条件と発病との関係を実験的に確かめた報告は乏しい。

上述したように，本菌の病原性についてはなお検討すべき点が残されていると思われ，また，発病のための誘因についても不明な点が多い。

これらの点を確かめるため，1) 各種マツに対する接種試験による本菌の病原性の検討，2) 栄養と発病との関係をみるために施肥条件を異にした水耕アカマツ苗に対する接種試験，3) 各種処理をおこなって異常な生理状態においたアカマツ苗に対する接種試験をおこなった。

1.　マツ属各樹種に対する接種試験

a）供試材料と実験方法

1958年5月および7月に，アカマツおよびクロマツ2年生苗木に対し，また1959年5月に，上記2種をふくむ14種のマツ類の2年生苗木に対して接種試験をおこなった。

接種源には，両実験とも林業試験場浅川実験林内から子のう盤が多数形成されているクロマツ落葉を採集して使用した。

接種方法は次の2方法とした。

i）湿室としたペトリ皿の蓋のうらに成熟した子のう盤をもつ針葉の小片をつるす。ペトリ皿には時計皿を入れておき，放出された子のう胞子が，時計皿内に落下するようにする。25°C，48時間後にとり出して胞子浮遊液とし霧吹きを用いて，それぞれの苗木の針葉に噴霧接種する。胞子濃度は1視野（150倍）中に10～15個である。

ii）子のう盤が多数形成されている落葉の束を，それぞれの苗木の上部に結びつけ，放出された胞子による継続的接種がおこなわれるようにする。

i），ii）の方法とも，供試苗木の針葉は殺菌蒸溜水で十分に洗浄してから，そのまま接種（無傷接種）するものと，軽い焼傷をつけて接種（有傷接種）するものとの2とおりとした。接種した苗木は，2週間湿室に保ってから圃場に移し，翌年まで発病状態を観察した。

なお，発病の判定は子のう盤および Spermogonium の形成状態によった。針葉上には黄色～黄褐色の小斑点が形成されることがあるが，これは判定の基準としなかった。このような変色点は多くの異なる原因による被害葉上で認められ，本菌による特有の病徴としての判定は困難なためである。

b）実　験　結　果

1958年5月23日および7月7日に，アカマツおよびクロマツに対して接種をおこなったが，いずれの処理区においても発病は全く認められなかった。

次に，1959年6月8日にマツ属14種に対して接種をおこない，翌年5月末まで観察した結果を第8表に示す。

第8表に示されるように，有傷葉に対して子のう盤が形成されている落葉を結びつけて14日間継続接種をおこなった場合にのみ，*P. banksiana*，*P. resinosa*，*P. rigida*，*P. sylvestris*，*P. virginiana* の5種にわずかながら発病が認められ，他の9種においては，いずれの接種方法によっても発病は認められなかった。また，上記5種の場合でも，接種約3か月後に，ごく一部の有傷葉に Spermogonium が形成さ

第8表　各種のマツに対する接種試験結果

Table 8. Results of inoculation experiment with ascospores discharged from hysterothecia to various species of pine seedlings.

Species	接　種 Inoculation		対　照 Check	
	焼　傷 Scorched	無　傷 Unwounded	焼　傷 Scorched	無　傷 Unwounded
P. banksiana	±	−	−	−
P. contorta	−	−	−	−
P. densiflora	−	−	−	−
P. elliotii	−	−	−	−
P. koraiensis	−	−	−	−
P. nigra var. *poiretiana*	−	−	−	−
P. pungens	−	−	−	−
P. radiata	−	−	−	−
P. resinosa	±	−	−	−
P. rigida	±	−	−	−
P. strobus	−	−	−	−
P. sylvestris	±	−	−	−
P. thunbergii	−	−	−	−
P. virginiana	±	−	−	−

れたにすぎず，その後も子のう盤の形成は認められなかった。

なお，有傷接種区の枯死葉には，本菌の Spermogonium のほかに，*Pestalotia* spp.，*Discosia* spp.，*Epicoccum* sp.，*Macrophoma* sp.，*Cladosporium* sp. などが検出された。

2)　苗木の栄養と発病との関係

前項にのべた接種実験において，アカマツ・クロマツをはじめ多くの樹種では全く発病が認められず，発病した樹種もその罹病程度はきわめて軽微であった。このことは，正常に生育した苗木は一般に罹病することなく，発病のためには寄主が発病を容易にする何らかの条件におかれることが必要であることを暗示する。この点を確かめるため，まず，各種の養分欠乏苗木に対して接種試験をおこない，その発病程度を比較した。

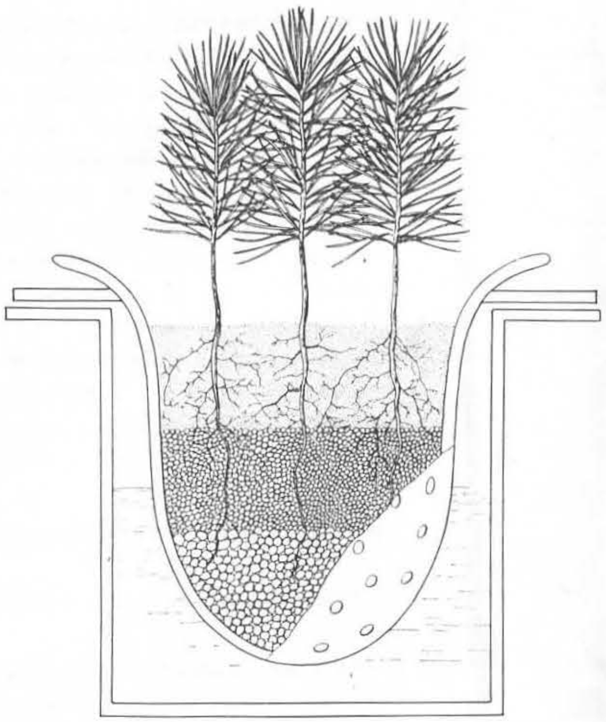
a）供試材料と実験方法

i）供試苗木：1962年春に林業試験場構内苗畑に播きつけられたアカマツ苗木を，翌年1月16日に掘りとり，この中から大きさのほぼ等しい苗木60本を選んで供試苗木とした。供試苗木は，水耕の前処理として，まず水道水で5日間，つづいて脱イオン水で7日間保持してから，所定の水耕液に移した。

ii）水耕方法：水耕装置を第2図に示す。側面に多数の小孔をあけたポリエチレン製ビーカーに石英砂をつめて，これに3本ずつ苗木を植えつけ，別に用意した磁製のポットに培養液1l を入れ，前記のビーカーが懸垂するよう装置した。使用した石英砂は，あらかじめ50% HCl に浸漬後，水道水，ついで脱イオン水で十分に洗浄してから使用した。

施肥区分は完全区，−N区，−P区，−K区，−Mg区の5区とし，1区につきポット数4個，したがって苗木12本を供試した。各区の施肥量は，完全区の場合水1l につき，

NH_4NO_3：0.130g，$Na_2HPO_4 \cdot 12H_2O$：0.059g，KCl：0.024g，$CaCl_2$：0.052g，$MgSO_4 \cdot 7H_2O$：0.0615g，3％$FeCl_3$：0.14cc



第2図 水 耕 試 験 装 置

Fig. 2. Apparatus used for water culture.

とし，これよりそれぞれの要素を含む塩類を除いた組成で欠如区をつくった。

水耕液の交換は7～10日ごとにおこない，根に酸素を供給する目的で，週に1度過酸化水素水（30%液）を水耕液1l に0.2ccずつ加えた。

なお，この実験はガラス室内でおこなったが，夏季には冷房装置によって最高温度を25～26°Cに保つようにした。

iii）接種方法：水耕装置のまま全供試苗木が同時に湿室条件下で接種されるよう，特殊の接種箱を考案した。すなわち，高さ80cm，長さ200cm，奥行60cmのビニール張りの箱を作り，箱内中段にはビニール製の網を張り，この全面に子のう盤が多数形成されているクロマツ被害落葉（浅川実験林内で採取）をつるして接種源とした。接種の際には，この箱内に全供試苗木を収容し，室内全体に殺菌水を噴霧して一定期間湿室に保った。

接種は第1回が5月24日～29日の5日間，第2回は6月27日～7月1日の4日間とし，同一苗木に対して2回の接種をおこなった。接種期間中の箱内の温度および湿度は自記計によって記録した。なお，接種源とした子のう盤からの子のう胞子の放出状態を知るため，箱内の3か所にグリセリンニカワ塗抹スライドグラス[10]を設置し，放出された子のう胞子を捕捉して，24時間ごとに計数した。

第9表 接種箱内で採取された子のう胞子数

Table 9. Number of ascospores caught on glass slides during the inoculated periods in the inoculation chamber.

胞子採取月日 Date*1		Temperature (°C)	Relative humidity (%)	Number of ascospores*2			
				Slide No. 1	Slide No. 2	Slide No. 3	Total
a）第 1 回 接 種 First inoculation.							
May	24	18.5～27.0	95～100	72	106	32	210
	25	18.0～27.0	92～ 98	184	135	74	393
	26	18.5～25.0	92～ 99	404	195	173	772
	27	19.0～24.5	95～ 99	598	666	597	1861
Total				1258	1102	876	3236
b）第 2 回 接 種 Second inoculation.							
		(°C)	(%)				
June	27	24.0～25.0	89～100	25	31	29	85
	28	24.0～25.0	76～100	130	171	105	406
	29	24.5～32.0	77～100	636	430	280	1346
Total				791	632	414	1837

*1 当日の午前9時から翌日の午前9時までを意味する。
Each day means the time from 9.00 a.m through 9.00 a.m of the next day.

*2 胞子数は各スライドグラスの一定面積（18×18mm）内で採取された数を示す。
Counting was made for the ascospores caught within an area, 18×18mm, of each glass slide during the exposed period.

b）実 験 結 果

まず，接種時における子のう胞子の放出状態および接種箱内の温・湿度の測定結果を第9表に示す。

第9表で明らかなように，各スライドグラス上で，かなり多数の子のう胞子が採取され，とくに接種期間後半には多数の胞子が放出されたことを示している。また，箱内温度は第1回接種時には18～27°C，第2回接種時には24～32°Cであり，湿度はほぼ100%に保たれていたことがわかる。このことは，すでにのべた子のう胞子の発芽に関する実験結果からみて，子のう盤から放出された多数の胞子が，好適な温度および湿度条件下におかれ，十分に発芽・感染の機会が与えられたことを示す。

つぎに，各処理区にみられた，苗木の症状および発病状態を第10表に，苗木の生育状態を第11表に示す。

これらの結果を各処理区ごとに述べると次のとおりである。

i）NPK区：発病および苗木の異常は認められない。実験開始時の苗木の地上高は平均9.6cmであったが，秋期には約1.7倍，翌年7月の実験終了時には3倍強に達した。地下部の発達も良好で細根が多く，正常な生育をしたものと判断される（Plate 2，C-a）。

第10表　水耕アカマツ苗木に対する接種試験結果

Table 10. Symptoms and signs produced on Akamatsu seedlings grown in culture solution.

処 理 Treatment	October '63 Symptom	October '63 標徴 Sign	March '64 Symptom	May '64 Sign	July '64 Symptom	July '64 Sign
NPK	～	—	～	—	～	—
−N	葉のつけ根と先端が黄～淡赤紫色を呈す。下葉の一部が褐変枯死。	—	おなじ	—	葉全体が黄緑色を呈す。	+
−P	上部の葉の先端が紫色を呈し，下葉の多くは黄緑色または黄褐変枯死する。	—	上部の葉先が紫～褐色を呈す。一部の苗は枯死。	—	多くの葉は褐変枯死す。	+
−K	葉先が褐変枯死し，一部では全葉枯死	—	多くの針葉が褐変枯死。一部の苗は枯死。	(+)	多くの苗木は枯死 Most of seedlings died	
−Mg	上部の葉は黄色～赤色を呈し下葉は紫色となる。	—	おなじ	—	おなじ	—

+ : *Lophodermium pinastri*　(+) : *Leptostroma pinastri*

第11表　水耕アカマツ苗木の成長（平均値）

Table 11. Growth of Akamatsu seedlings grown in culture solution.

処 理 Treatment	水耕開始時 At beginning of culture 地上高 Top length	Oct. 18, '63 地上高 Top length	March 21, '64 地上高 Top length	July 21, '64 地上部 Top 長さ Length	July 21, '64 地上部 Top 生体重 Fresh weight	July 21, '64 地下部 Root 長さ Length	July 21, '64 地下部 Root 生体重 Fresh weight	July 21, '64 根元直径 Basal diameter
NPK	9.6 cm	17.0 cm	22.6 cm	30.6 cm	27.6 g	27.3 cm	7.4 g	0.7 cm
−N	9.6	11.3	11.4	13.3	2.2	42.5	3.1	0.3
−P	9.2	13.0	13.9	14.3	3.1	54.4	2.7	0.3
−K	9.3	13.1	13.4	10.8	1.5	19.3	2.0	0.3
−Mg	9.4	14.2	15.6	19.8	19.3	32.1	6.1	0.5

ii）N欠如区：NPK 区と比較して苗木の生育はきわめて悪く，水耕全期間中に約 4cm の伸びにとどまった。針葉に現われた症状は第 11 表に示すとおりで，これは塘[25]の結果とほぼ一致し，N 欠乏の影響がよく現われたものといえよう。10月ごろから下葉の一部に褐変枯死葉が認められ，これらの少数に翌年 7 月に本菌の子のう盤の形成を認めた（Plate 2，C-b)。

iii）P欠如区：前者と同様に苗木の生育はきわめて悪く，供試苗木中 3 本は枯死した。根系は直根性の細根が長く伸び，根の先端が腐敗枯死しているものも認められた。10月ごろから上部の針葉には，葉先が紫～紫褐色を呈する，いわゆる燐酸欠乏病が認められた。下葉では褐変～枯死するものが目だち，翌年の水耕終了時には，大部分が褐変枯死した。枯死葉の一部には本菌の子のう盤が形成された（Plate 2, C-c)。

iv）K欠如区：苗木の生育不良で，水耕終了時にはほとんどの供試苗は枯死した。第 1 回接種終了時にすでに一部の苗の針葉で退色・下垂症状が現われ始め，秋になると多くの葉の先端 1/2～1/3 が褐変枯死した。翌春 3 月には苗木が衰弱し，ほとんどの針葉が褐変枯死した。これらの枯死葉の一部には本菌の Spermogonium の形成を認めたが，子のう盤の形成されたものはなかった（Plate 2, C-d)。

v）Mg 欠如区：9 月ごろから苗の上部の葉は黄～赤色，下部葉は紫色を呈した。苗木の生育は NPK 区について良好であり，子実体の形成は認められなかった（Plate 2, C-e)。

以上述べたように，本病菌の子実体が認められたのは，−N，−P，−Kの 3 区であり，他の 2 処理区では全く認められなかった。−K区では Spermogonium は形成されたが，子のう盤の形成に至らなかった。この処理区では接種された針葉の枯死が，他の処理区とくらべて顕著に進み，10月には多くの針葉が 1/2～1/3にわたって枯死していた。子のう盤が形成されなかったことは，このような著しい生理的異常によるものと思われる。Spermogonium の形成量が，他の 2 区とくらべて多いことからみて，発病にもっとも好適な条件にあったものと考えられる。

3.　苗木に対する乾燥処理が発病におよぼす影響

野外での自然発病の観察において，しばしば，砂地に植栽された場合や雨量が少ないために苗木や林木が乾燥状態におかれた場合に被害が多発するとの報告がある。このことは樹体内の水分不足にもとづく生理的異常が，本病の誘因となることを暗示する。この点を確かめるために，次の試験をおこなった。

a）実 験 方 法

1965年 4 月にポットに植えたアカマツ 2 年生苗木に対して，次にのべる処理によって水分供給を阻害した。

i）接種前乾燥区（Dr-Ino)——6 月 29 日～7 月 14 日の 15 日間，ガラス室内で灌水を中止して乾燥させる。

ii）接種後乾燥区——接種後所定の日数が経過した時に，15日間灌水を中止して乾燥させる。処理時期は，9 月 6 日～9 月 21 日（Ino-Dr-A）および翌年の 2 月 15 日～3 月 2 日（Ino-Dr-B）の 2 とおりとした。

iii）接種後根切区——接種後，9 月 6 日（Ino-Cu-A）または翌年 2 月 15 日（Ino-Cu-B）に苗木の根を約 2/3 切り取る。

iv）接種後剥皮区（Ino-Ba-B)——接種後，翌年 2 月 15 日に苗木の地際部近くの茎の樹皮を，約 1cm 幅で剥ぎとる。

v）無処理接種区（Nor-Ino)——上記いずれの処理ともおこなわず接種する。

これらの苗木に対する人工接種は，すべて前項にのべた実験と同様の方法で 7 月 14 日におこなった。また，前実験の場合と同様の方法によって，子のう盤からの胞子の落下状態を調べ，きわめて多数の子のう胞子の放出を確認した。

発病状態の判定は，翌 1966 年 7 月 26 日に，前実験と同様に，子のう盤および Spermogonium の形成程度によっておこなった。

b）実 験 結 果

第 12 表に示されるように，一般に本実験においては，これまでのべた諸実験の場合にくらべて子のう盤の形成が多く，かなり顕著な発病が認められる。しかし，発病を認めたのは，接種後に各種の処理をおこなったものについてであって，接種前に乾燥処理をおこなった Dr-Ino 区では，変色斑点が形成された 1 例があるのみであった。また，無処理接種の場合には，全く発病が認められなかった。

第12表　各種処理をおこなつたアカマツ苗に対する接種試験結果

Table 12.　Results of inoculation experiment to Akamatsu seedlings treated with several methods for preventing water supply.

処　理 Treatment[a]	子実体形成程度　Degree of producing hysterothecia				
	1[b]	2	3	4	5
Dr-Ino	—	—	—*	—	—
Ino-Dr-A	—*	—	+		
Ino-Dr-B	—	—	⧺		
Ino-Cu-A	⧻[c]	—*	—		
Ino-Cu-B	⧺	+	⧺		
Ino-Ba-B	+	—	⧺		
Nor-Ino	—	—*	—		
Check	—	—	—		

a）処理方法については p. 189 参照　Treating methods are shown in p. 196.

b）供試苗木番号　Material number.

c）枯死　Tested plant died.

*　子実体は形成しないが針葉上に多数の褐色点を生ず。

Many brown spots are produced on inoculated needles without hysterothecia.

発病が認められた接種後処理区について発病程度を比較すると，もっとも顕著な発病は接種翌年の２月に根切りまたは剥皮処理をおこなった Ino-Cu-B 区および Ino-Ba-B 区でみられる。また，処理の種類ごとに比較すると，根切りまたは剥皮処理の場合にくらべて，灌水中止による乾燥処理区の発病は少なく，同一処理を時期によって比較すると，接種約２か月後の９月に処理した区では一般に発病が少ないのに対し，約７か月後の翌年２月に処理した区では，一般に発病が多い傾向が認められた。

4.　考　　察

本菌の病原性について知るため，アカマツおよびクロマツをふくむ14種のマツ類に対して子のう胞子による無傷および有傷接種をおこなった。この結果（第８表）では，アカマツ・クロマツをはじめ多くの樹種では発病が認められず，*P. banksiana*，*P. sylvestris* など５種でわずかながら発病を認めたにすぎなかった。すなわち，これらの樹種の場合発病したのは，数本の有傷葉に限られ，しかも少数の Spermogonium が形成されたが子のう盤の形成は全く認められなかった。また，その後におこなった各種処理アカマツ苗に対する接種実験においても，対照とした無処理のアカマツ苗において発病を認めることがなかった。

以上の諸結果からみると，マツ類に対する本菌の病原性はほとんどないか，あるいはきわめて低いものと結論せざるを得ない。この点で BOYCE の見解[2]が支持される。

なお，ヨーロッパ各国で本菌の病原性が認められているのに対し，BOYCE らがアメリカ東南部で病原性を認めないと報告していることから，これは両地域に分布する本菌の系統の差異によるものだろうとする意見[18]がある。本菌に病原性が異なる系統が存在することについては，HATTEMER (1964)[6]，SCHÜTT (1958)[24]が報告している。また，DARKER (1932)[4] は本菌には多少とも形態が異なる多くの variant があり，これらが病原性の点でも異なる可能性があると述べている。病原性が異なる系統の存在については，まだ知見が乏しいが，今後検討を進めるべき興味ある問題といえよう。

次に，本菌の病原性がきわめて低いにもかかわらず，マツが異常落葉した場合に広く本菌の寄生していることが認められている。この場合，何か他の原因で落葉後，地上で腐生的に本菌の侵害が始まる可能性も考えられるが，この可能性は TUBEUF (1901)，JONES (1935)[8] らによって否定されている。とすれば，まず，本菌は正常に生育しているマツに対して病原性はきわめて低いが，何かの原因によってマツが生理的異常な状態におかれた場合には，発病させうるとするのが妥当であろう。

この誘因となる条件を明らかにするため，マツの栄養条件と発病との関係を，施肥条件を異にする水耕苗木に対する接種試験によって検討した（第10表）。

その結果から，K欠乏の場合，これについでN欠乏またはP欠乏の場合に，発病が認められたが，Mg欠乏およびこれら４要素すべてを与えた場合には，発病が全く認められなかった。ZÖTTLE (1964)[30] はN，P，K，および Mg の施肥により８年生の *P. sylvestris* で顕著な発病の減少がみられ，また，４年生の *P. sylvestris* ではNのみの施肥によってもかなりの減少がみられたと報告している。RACK(1965)[20] もN，P，K，および Ca の施肥により被害が軽減したとのべ，MAYER (1960)[15] はNとPが多い土壌では本病の発生が少ないと報告している。筆者らの得た結果は，これらの結果とほぼ一致するものといえよう。ただし，発病を認めた各要素欠乏区においても，その発病程度は軽微であり，子実体が形成されたのは，ごく少数の針葉にすぎなかった。したがって，このような栄養条件が本病発生の誘因として果たす役割は，あまり大きいものではないように思われる。

発病条件については，さらに，各種処理によって樹体内水分を減少させた苗木に対する接種試験によって検討を進めた。すなわち，処理方法は15日間灌水中止，約2/3根切り，および地際部樹皮の剥皮とし，処理時期は接種前，接種後２か月（９月）および接種後約７か月（２月）とした。その結果をみると（第13表），接種前の乾燥処理によっては，ほとんど発病が認められなかったのに反し，接種後におこなった各種処理，とくに根切りおよび剥皮処理によってかなりの発病を認めた。また，同一処理によっても，接種２か月後処理にくらべて接種７か月後処理において発病が多く，７か月後に根切りまたは剥皮をおこなった場合には，本試験における一連の接種実験においてもっとも顕著な発病がみられた。

以上のべた実験結果およびすでにのべた諸実験の結果を総合すると，本病の発生には菌の侵入前に寄主に与えられた条件よりは，侵入後かなりの時日を経過してから与えられた条件が，大きな影響を与えることは明らかであるといえよう。すなわち，本菌は気孔感染する[8]ことから，比較的容易に針葉内に侵入し，寄主の生理条件による影響は少ないものと考えられ，感染の多少は，前章でのべたように感染最盛期となる５月中旬～７月上旬における雨量の影響で，放出される子のう胞子の多少によって左右されるものと思われる。しかし，感染は容易であっても侵入後の菌糸の組織内での成長はきわめて遅く，一般には，侵入部局所に限定されて発病にまで至らない。発病が認められるのは，寄主の生理状態の変化によって，菌糸の成長に対する阻止力が低下した場合に限られ，このような生理状態の変化には，水分供給の低下が密接な関係をもつものと考えられる。

摘 要

1. 24種のマツ属植物の落葉について，葉ふるい病菌 *Lophodermium pinastri* (SCHRAD.) CHEV. の子のう盤の形成状態を調べたところ，すべての樹種でその形成を認めた。この結果，本菌はきわめて多種類のマツ属植物を寄主とすることが確かめられた。

ただし，その形成程度には樹種間でかなりの差異が認められ，また，着生葉上に本菌の感染によると思われる変色斑点が形成されていたのは7種にすぎなかった。落葉上の子のう盤および着生葉上の変色斑点の形成が顕著なものは，オウシュウアカマツ (*Pinus sylvestris*)，リュウキュウマツ (*P. luchuensis*) および *P. banksiana* の3種であった。

2. 感染と密接な関係がある，子のう胞子の形成時期およびその放出におよぼす温度および湿度条件を調べた。

a) 5〜6月に落葉した被害葉上では，子のう胞子は10月下旬より形成が始まり，ほぼ一年中成熟した子のう胞子が認められた。しかし，その形成量は翌年の5月上旬より急激に増加し，形成された子のう胞子の放出・飛散は主として6月上旬〜7月中旬に集中する。

子のう盤の形成は枝に着生した針葉の枯死部でも認められることがあるが，その多くは落葉上であり，また被害による落葉は主として5〜6月におこる。したがって，このような被害落葉上で多量の子のう胞子の形成・放出がおこなわれる，6月上旬〜7月中旬が，感染時期としてもっとも重要視されよう。

b) 子のう盤からの子のう胞子の放出は，5〜40°C の広い温度範囲でおこなわれるが，大量の放出は20〜30°C である。また，放出された子のう胞子は10〜35°C の範囲で発芽するが，とくに20〜25°C で良好な発芽を示した。したがって，子のう胞子の放出・発芽は20〜25°C を最適温度とする。

一方，湿度条件についての実験結果から，子のう胞子の放出・発芽は関係湿度100%でのみおこり，98%以下では放出がおこらない。

以上の結果を自然条件下についてみると，子のう胞子形成の最盛期である6月上旬〜7月中旬には，一般に最適温度は与えられると考えられるので，感染の程度は，とくにこの期間の雨量により影響されることが大きいであろう。

3. 本菌の病原性および発病条件について次にのべる各種実験により検討した。

a) アカマツおよびクロマツを含む14種のマツ属植物の2年生苗木に対して，子のう胞子浮遊液ふん霧および子のう盤形成葉のしばりつけの2方法によって接種をおこなった。その結果，有傷葉に対して子のう盤形成葉をしばりつけ14日間継続接種をおこなった場合にのみ，*P. banksiana*，*P. resinosa*，*P. rigida*，*P. sylvestris*，*P. virginiana* の5種で少数の Spermogonia が形成されたが，他の樹種ではいずれの処理によっても子実体の形成を全く認めなかった。

b) N，P．K，Mg のいずれか1要素を欠除した水耕アカマツ2年生苗に対して，子のう盤形成落葉を使用して人工接種をおこない，発病と苗木の栄養との関係について試験した。その結果，−N，−P，−Kの3処理区でのみ発病が認められ，このうちK欠除により発病がもっとも促進されるようであった。ただし，いずれの処理苗においても，子実体の形成はごく少数の針葉に限られていた。

c) 接種前または接種後に，一定期間灌水中止，根切り，地際部の剝皮の各種処理をおこなったアカマツ2年生苗木に対して人工接種をおこない，樹体内の水分不足による生理的異常と発病との関係を検討した。その結果，接種前処理にくらべ接種後処理をおこなった苗木で顕著な発病が認められ，とくに接種7か月後の2月に根切りまたは地際部剝皮をおこなったもので発病が多かった。

以上の各種人工接種試験の結果からみて，次のことが暗示される。i) マツ類に対する本菌の病原性はきわめて低く，一般に，発病は何らかの原因によってマツの生理状態が乱された場合にのみおこる。ii) 発病を促進する因子としては，樹体内の含水量低下が顕著であり，栄養条件の影響はあまり大きくない。iii) これらの因子が菌の感染におよぼす影響は少なく，主として感染した菌の組織内での進展に影響を与え，発病および子実体の形成が促進されるもののようである。

文 献

1) BAXTER, D.V. : Pathology in forest practice. (2nd ed.), John Willey & Sons, New York, 601 pp., (1952)

2) BOYCE, J. S., Jr. : *Lophodermium pinastri* and needle browning of southern pines. J. For., **49**. pp. 20〜24, (1951).

3) 千葉 修・陳野好之：マツ葉ふるい病菌の子囊胞子の形成時期と放出条件について，69回日林大会講，pp. 357〜358，(1959)

4) DARKER, G.D. : The *Hypodermataceae* of conifers. Arnold Arboretum Contrib. 1, pp. 1〜131, (1932).

5) HAGEM, O. : *Lophodermium*-Schutte in West-Norwegen. Zeitschr. Pflanzenkr. u. Pflanzenschutz., **38**, pp. 193〜208, (1928)

6) HATTEMER, H. H. : Die Reaktion und der osmotishe Wert des Nadelzellsaftes von Kiefern (*P. sylvestris*) verschidener geographischer Herkunft im Zusammenbang mit deren Anfalligkeit gegen die Schutte (*L. pinastri*). Mitt. Bund Forsch. Anst. Forst- u. Holzw., **56**, 104, (1964) (R. A. M. 44. 168)

7) 伊藤武夫：*Lophodermium pinastri* および *Hypoderma brachysporum* に因る松類の葉ふるひ病，台北農林学会報，1，pp. 297〜302，(1936)

8) JONES, S, G. : The structure of *Lophodermium pinastri* (SCHRAD.) CHEV., Ann. Bot., Lond., **49**. pp. 699〜728, (1935)

9) 北島君三：樹病学及び木材腐朽論，養賢堂，東京，pp. 127〜129，(1933)

10) 栗林数衛・市川久雄：稲熱病の発生予察に関する研究，農業改良技術資料，**22**，p. 6，(1952)

11) LANGNER, W. : Über die Schuttekrankheit der Kiefernnadeln (*Pinus sylvestris* und *P. strobus*). Phytopath. Z., **5**, pp. 625〜640, (1933)

12) —————— : Individuelle Reaktion einjahriger Kurztrienadeln von *Pinus sylvestris* auf Befall durch *Lophodermium pinastri* und *Phoma asicola*. Silvae Genet. **12**, pp. 58〜62, (1963)

13) LUTTRELL, E.S. : *Scirrhia acicola*, *Phaeocryptopus pinastri*, and *Lophodermium pinastri* associated with the decline of Ponderosa pine in Missouri. Plant Dis. Reptr., **33**, pp. 397〜401, (1949)

14) MANDEL, von G. : Vorbeugungsmassnahmen gegen Kiefernschutte. Holz Zbl., **79**, pp. 42〜43, (1953)

15) MAYER-KRAPOLL, von H. : Pflanzenschutz und Dungung. Forst- u. Holzwirt, **15**, pp. 10〜12, (1960)

16) MURRAY, J. S. and C.W.T. YOUNG : The effect of brashing and thinning debris on the incidence of *Lophodermium pinastri*. Quart. J. For., 50, pp. 75〜76, (1956)

17) OLBERG, A. : Über die Kiefernschutte *Lophodermium pinastri*. Forst- u. Holzwirt, **10**, pp.

307〜308, (1955)
18) PEACE, T.R. : Pathology of trees and shrubs. Oxford Univ. Press, 753 pp., (1962)
19) Rack, K. : Untersuchungen über die Kiefernschutte. Ⅲ. Z. Pfl. Krankh., **70**, pp. 385〜398, (1963)
20) ———— : Schuttebefall und Zuwachs der Kiefer auf einer Dungungsversuchsflache. Forst- u. Holzw., **20**, pp. 102〜107, (1965).
21) RAWLINGS, G.B. : Epidemics in *Pinus radiata* forests in New Zealand. N.Z.J. For., **7**, pp. 53〜55, (1955)
22) 沢田兼吉：東北地方に於ける針葉樹の菌類 II, スギ以外の針葉樹の菌類, 林試研報, 46, pp. 111〜150, (1950)
23) ————：東北地方菌類調査報告（II）子囊菌及び原菌類, 林試研報 53, pp. 135〜194, (1952)
24) SCHÜTT, P. : Züchtung mit Kiefern, Teil 1. Mitt. Bundesforschungsanst. f. Forst- u. Holzw., Nr. 40, 65pp., (1958)
25) SCHEVCHENKO, S.V. : (Needle cast—a serious disease of pine stands in the western regions of the Ukrainian S. S. R.) J. Bot. Acad. Sci. Ukr., 17, 5pp., (1960) (R. A. M. 40, 440)
26) SPAULDING, P. : *Lophodermium pinastri* causing leafcast of Norway pine in nurseries. N. E. For. Expt. Sta. Tech., Note 18, pp. 1〜2, (1935)
27) STALEY, J. M. : A new *Lophodermium* on ponderosa pine. Mycologia, **56**, pp. 757〜762, (1964).
28) 塘 隆男：わが国主要造林樹種の栄養および施肥に関する基礎的研究, 林試研報, 137, pp. 1〜158, (1962)
29) 山本昌木・安盛 博・周藤靖雄：マツ葉ふるい病に関する研究（第1報), マツ葉ふるい病の病原菌について, 日林誌, **46**, pp. 347〜354, (1964)
30) ZÖTTL, H. and J. JUNG : Ernahrungszustand und *Lophodermium*-Befall von *Pinus sylvestris*, Naturwiss., **51**, p. 643, (1964)

図 版 説 明

Explanation of plates

Plate 1. 落葉上に形成された葉ふるい病菌の子のう盤

Hysterothecia of *Lophodermium pinastri* on fallen needles of pines.

A〜C：クロマツ On *Pinus thunbergii* A：×3.5, B：×50, C：×150

D〜E：チョウセンゴヨウ On *P. koraiensis* D：×3.5, E：×200

Plate 2. A〜B：クロマツ（A）およびアカマツ（B）の着生葉上に形成された本菌の子のう盤

Hysterothecia of *Lophodermium pinastri* on attached needles of *P. thunbergii* (A) and *P. densiflora* (B).

C：水耕培養によるアカマツ苗木の生育

Growth of *P. densiflora* seedlings grown in cultur solution (on October, 1963)

a：NPK, b：−N, c：−P, d：−K, e：−Mg

Studies on *Lophodermium* Needle Cast of Pines.

Osamu CHIBA and Yoshiyuki ZINNO

(Résumé)

Needle cast of pines caused by *Lophodermium pinastri* (SCHRAD.) CHEV. is widespread in Japan and has been regarded as one of the important pine diseases. From its world-wide distribution the disease has been given considerable attention by many investigators. However, there are many conflicting statements in the literatures on the pathogenicity of the causal fungus and the principal environmental conditions for disease incidence.

The present paper deals with these two problems as well as the effect of temperature and relative humidity upon the dispersal and germination of ascospores. The works were carried out at the greenhouse of the Government Forest Experiment Station and the Asakawa experimental forest. Tokyo.

1. Degree of sporulation on fallen needles of various kinds of pines.

In July, 1957 and June, 1963, the degree of hysterothecia production was observed on many kinds of pine species at Asakawa experimental forest. As shown in Table 1. the fungus produces more or less hysterothecia on all tested pine species. but there is variance in the degree of production.

Differences among pine species were more conspicuous on the formation of yellowish brown spots on attached needles probably caused from fungus infection. Such symptoms were observed principally on needles of three pine species. *P. banksiana*, *P. luchuensis*, and *P. sylvestris*, while no visible symptoms were found on those of many other pine species.

Five species of *Lophodermium* have been reported on pine needles; that is *L. pinastri*, *L. nitens*, *L. durilabrum*, *L. ponderosa*, and *L. pini-pumilae*. From the results of measurement of the fruit bodies and the fact that the hysterothecia were subepidermal and their slit were bounded by colourless cells. all of them were identified as *L. pinastri* (Table 2, Fig. 1).

2. Period of ascospore production and condition for its discharge.

As many workers reported. air-borne ascospores are the only means for the spread of the disease. Consequently. experiments were undertaken to determine when ascospores were produced on fallen needles and under what condition these ascospores vigorously discharged and germinated.

a) Ascospore production on fallen needles.

Fruiting of the fungus on diseased fallen needles of Japanese black pine (*P. thunbergii*) were observed from July, 1957 to August, 1958. As shown in Table 3, the production of hysterothecia began in mid-August and increased suddenly late in September. No matured hysterothecia, however, were found before late October, and most of them were regarded to overwinter as unmatured ones. Matured hysterothecia were particularly numerous during early May to mid-July and discharge of ascospores from them kept at 25°C mostly occurred during early June to mid-July (Table 4).

b) Effects of temperature and relative humidity upon the dispersal and germination of ascospores.

As test materials hysterothecia on fallen needles of Japanese black pine were used for all experiments.

The optimal temperature for ascospore discharge was regarded to be between 20~30°C,

though ascospores discharged over a wide range of temperatures, 5~40°C (Table 5). These ascospores germinated at the temperatures ranging from 10 to 35°C, with an optimum 20~25°C (Table 6).

At a constant temperature of 25°C, ascospores discharged only in relative humidity of 100 per cent (Table 7).

As stated already, the most critical period for disease infection was regarded as early summer, early June to mid-July, when air temperature would be close to the optimal temperature for ascospore discharge as well as germination, 20~30°C. Consequently, the severity of infection would be greatly affected by the frequency and amount of rain fall in this season.

3. Pathogenicity of the fungus.

a) Inoculation experiments to various kinds of pines.

On May and July, 1958 and on May, 1959, two-year-old seedlings of 14 species of pines were inoculated by ascospores being produced on fallen needles of Japanese black pine. Inoculations were conducted by two kinds of methods; 1) spraying ascospore suspension to the needles of tested seedlings and then keeping inoculated seedlings in moist chamber for two weeks, 2) fastening bundles of fallen needles bearing many mature hysterothecia to the needles of tested seedlings under moist condition for two weeks.

The results are shown in Table 8. If the needles were unwounded before inoculation, neither hysterothecia nor spermogonia were produced on any of the seedlings. Spermogonia were observed only on a few needles which had been slightly burned before inoculation in the cases of five species of pines; *P. banksiana*, *P. resinosa*, *P. rigida*, *P. sylvestris*, and *P. virginiana*. On the other hand, no hysterothecia were produced even on the burned needles of these pine species, and neither spermogonia nor hysterothecia were found on those of the other kinds of pines.

b) Relation between the severity of disease and the nutritional condition of Japanese red pine.

Two-year-old Japanese red pine seedlings (*P. densiflora*) were cultured in various solutions which were designed as to be deficient in either of N, P, K and Mg. These water-cultured seedlings and the seedlings cultured with complete nutrient were inoculated by ascospores discharged from fallen needles of Japanese black pine. The artificial inoculations were performed in the inoculation chamber in which relative humidity was close to [illegible] and temperature was 20~30°C. Each seedling was inoculated twice, during May 24 to May 29 and during June 27 to July 1, and was subsequently kept in the greenhouse.

Results of the experiment are shown in Tables 10 and 11. Fructification of the fungus was recognized on the seedlings of three kinds of treatment; without N, P, and K, respectively. Among them the treatment without K seemed to result in the most pronounced disease development. Even in these three cases, however, needles having the fruit bodies of the fungus were only a few of each inoculated seedling.

c) Effect of preventing water supply to seedlings on the severity of disease.

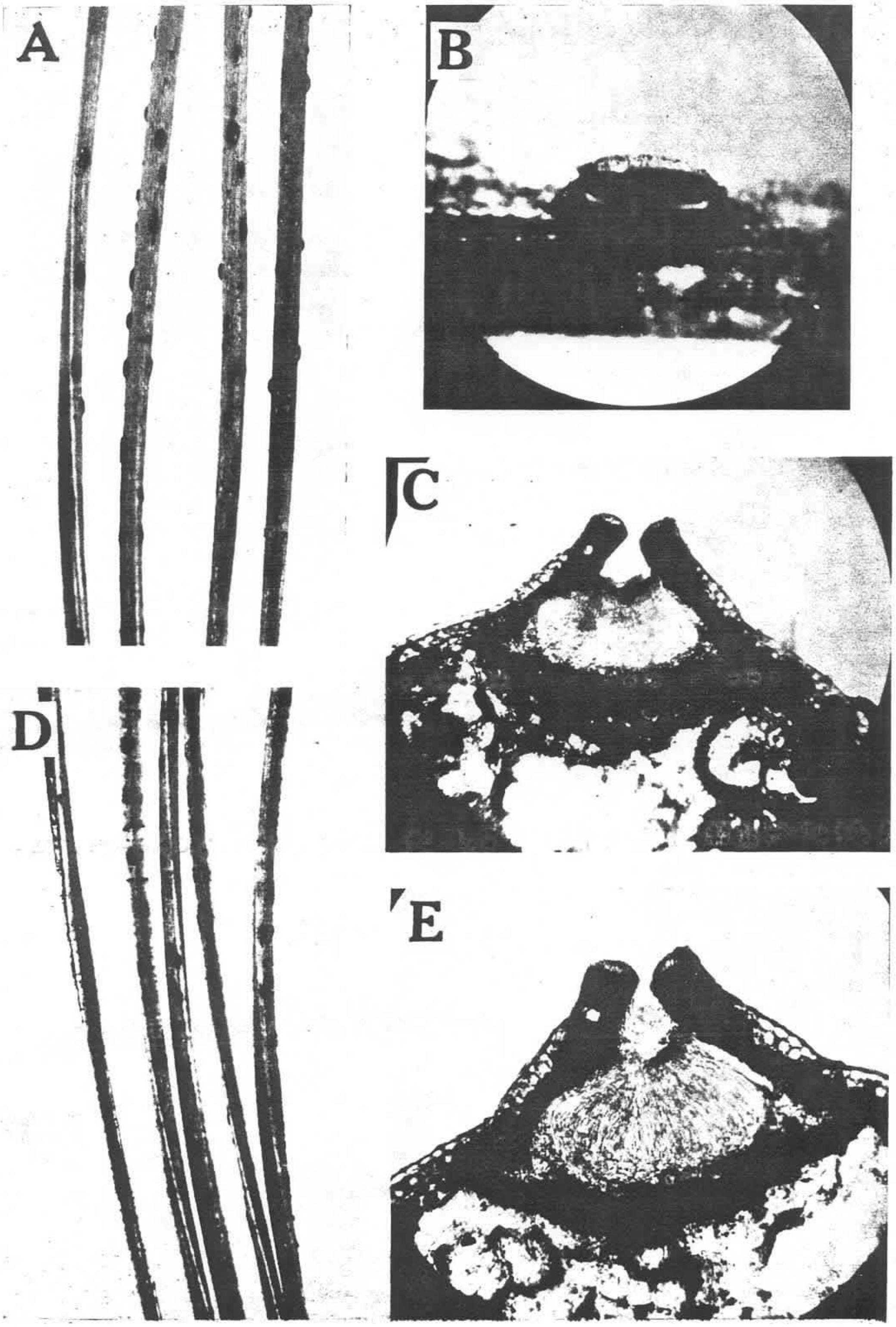
Two-year-old potted seedlings of Japanese red pine were treated with the following various kinds of methods to produce a condition deficient in water, and inoculated under greenhouse condition by the same methods as in the previous test on July 14, 1965.

i) Before inoculation stopped supplying water to the test plants for 15 days, during June 29 to July 14 (Dr.-Ino.), ii) After inoculation stopped supplying water to the test plants during a given period, from September 6 to September 21 (Ino.-Dr.-A) or from February 15 to March 2, 1966 (Ino.-Dr.-B), iii) After inoculation two-third root system of each test plant

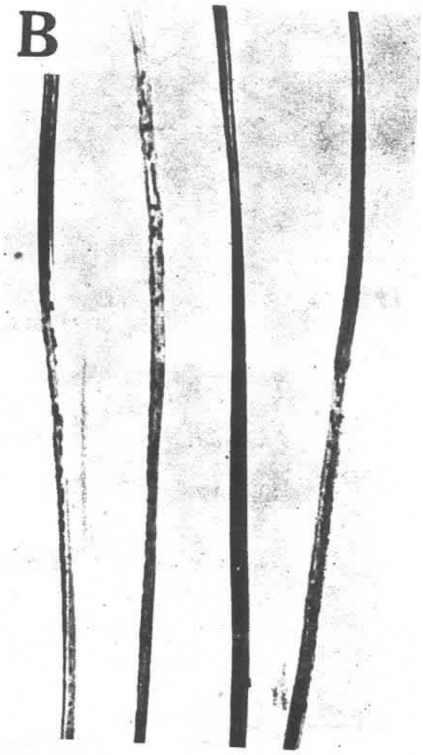
was cut off, on September 6 (Ino.-Cu.-A) or February 15, 1966 (Ino.-Cu.-B), iv) After inoculation the base of stem of each test plant was barked about 1 cm in width on February 15, 1966 (Ino.-Ba.-B).

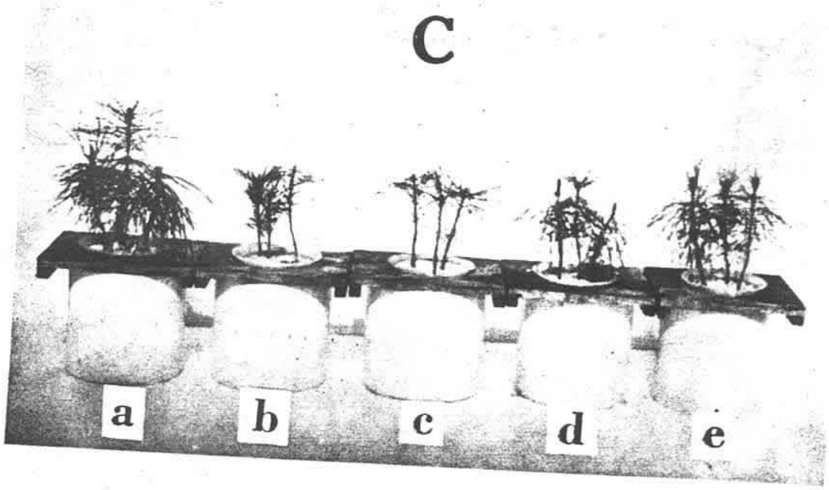
The results observed on July 28, 1966 are shown in Table 12. On the whole, there are distinct differences in the severity of the disease between the seedlings treated after inoculation and those treated before inoculation. In the former case the disease occurred most severely in the series of inoculation experiments, and fruiting of the fungus was observed on about half of the tested plants, whereas in the latter case several discolored spots without spermogonium were produced on only one seedling. Among seedlings treated after inoculation the disease developed more severely on seedlings which were treated seven months after inoculation, especially those of treatments Ino.-Cu.-B and Ino.-Ba.-B, than on those treated two months after inoculation.

From the results of a series of inoculation experiments, it appears that i) the pathogenicity of *Lophodermium pinastri* is considerably weak for pines, at least for native pines, and the disease would scarcely occur if pines grow under normal condition, ii) for the development of the disease it will be required that pines are weakened owing to some environmental factors, in which the prevention of water supply would play a more important part than the nutrient codition of host plant, iii) deficient condition in water within leaf tissues probably affects the growth and subsequent fructification of the fungus which had infected needles several months earlier.


A
B
C
D
E


A


B


C
a
b
c
d
e